云 南 植 物 研 究 2003，25（3）：327～335
Acta Botanica Yunnanica

大钟花属和黄秦艽属花部解剖*

薛春迎，李德铢**
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：对大钟花属和黄秦艽属进行了花部解剖学研究，并以此讨论了它们的系统演化关系。大钟花属和黄秦艽属的雌花部分花萼维管束与花冠维管束来源于同一维管束迹，而雄蕊维管束来源于雄蕊迹，每心皮具 1 条背维管束 2 条腹维管束，因此，花被维管束为融合型；黄秦艽属的雄花每个花萼、花瓣和雄蕊的维管束均来源于单个维管束迹，每心皮具 1 条背维管束 2 条腹维管束，属于基本型。从花部解剖结构看出，大钟花属与假龙胆演化支关系较近；黄秦艽属较獐牙菜属进化。

关键词：大钟花属；黄秦艽属；花部解剖
中图分类号：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2003)03－0327－09

Floral Anatomy of *Megacodon* and *Veratrilla*（Gentianaceae）

XUE Chun-Ying，LI De-Zhu**
（*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China）

Abstract：The present paper reports the characters of floral anatomy of *Megacodon*（H. Smith and *Veratrilla* Franch. The results are used to discuss the systematic relationships of *Megacodon* and *Veratrilla*. The floral anatomy of *Megacodon* and female floral of *Veratrilla* are peculiar in the（part or all）sepal traces arising conjointly with the petal traces. In male floral of *Veratrilla*，the petals and sepals receive one trace each directly from the stele. These group share similar characters：the stamens receive one trace each directly from the stele and each carpel receives 1 dorsal bundle and 2 ventral bundles. According to the floral anatomical characters，it is better to treat *Megacodon* and *Veratrilla* as two distinct genera. *Megacodon* belongs to the“Gentianella”evolutionary line and *Veratrilla* is more advanced than *Swertia*.

Key words：*Megacodon*；*Veratrilla*；Floral anatomy；Gentianaceae

大钟花属（*Megacodon* H. Smith）和黄秦艽属（*Veratrilla* Franch.）是龙胆科（Gentianaceae）龙胆亚族的两个小属，二者均局限分布于喜马拉雅地区东部的高海拔地区。

大钟花属包括 2 个种：*M. stylophorus*（C. B. Clarke）H. Smith 和 *M. venosus*（Hemsl.）H. Smith。该属最早作为龙胆属假龙胆亚属中的一个组 Sect. *Stylophora* C. B. Clark 或

* 基金项目：中科院生物区系与分类特别支持费，国家自然科学基金（30200018）和云南省自然科学基金（2002C0056M）资助
** 通讯联系人 Author for correspondence
收稿日期：2002－10－25，2002－12－18 接受发表
作者简介：薛春迎（1969－）女，博士，从事植物系统与进化研究。

Sect. *Megacodon* Hemsl；1936年Smith将其提升为属，并在他后期的文章中论述了与龙胆属的区别（Smith，1965）；然而，Tayokuni（1965）又将该属作为亚属的等级归并到龙胆属中，并认为与龙胆属的龙胆组亲缘关系最近。目前，大钟花属的属级地位普遍被接受（Ho & Pringle，1995；Ho & Liu，1990），但其系统位置仍存在争议，根据大钟花属和龙胆属具有共同的特征腺体着生在子房基部，Ho等（1990）认为它们处于同一演化支，而分子系统学研究显示大钟属属于腺体着生在花冠裂片上的假龙胆演化支（Yuan等，1995）。因此，大钟花属系统位置还需进一步研究。

黄秦艽属也仅含2种 *V*. *burkilliana*（W. W. Smith）H. Smith，*V*. *baillonii* Franch. 该属起初处理为獐牙菜属的组 Sect. *Veratrilla*，后来由Franch（1899）提升为属，并被多数学者广泛接受（Allen，1933，刘尚武等，1992）。黄秦艽属与獐牙菜属在外部形态上具有许多相似性状，如花冠辐状，分裂近基部，腺体着生在花冠裂片近轴面等，但该属具有花单性，雌雄异株等特化性状，因此，被认为较獐牙菜属进化的类群（Allen，1933，刘尚武等，1992）。然而，最近的分子系统学研究表明，该属与獐牙菜－花锚支为姊妹群，因此其系统位置仍较为模糊（Chassot等，2001）。

龙胆科花部解剖学研究始于Woodson（1936），Lindsey（1938，1940），Gopal等（1962）的一系列研究，其后，陈世龙等（1999）对龙胆演化支的龙胆属、蔓龙胆属和双蝴蝶属等类群，薛春迎等（2002）对假龙胆演化支的獐牙菜属等类群的花部解剖学进行了补充研究。他们的研究结果表明，龙胆科花部解剖学研究对探讨属级及属下分类群的亲缘关系和系统发育有一定的价值。本文首次报道了大钟花属和黄秦艽属花部解剖结构，以期探讨其系统学意义。

1 材料和方法

实验材料大钟花属的大钟花 *M*. *stylphorus*（C. B. Clark）H. Simth和黄秦艽属的黄秦艽 *V*. *baillonii* Franch. 均采自云南中甸。凭证标本存放中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）。

解剖观察用的材料，用FAA（福尔马林∶冰醋酸∶50%乙醇＝5∶6∶89）固定24～48 h后转入70%酒精中保存。爱氏苏木精整体染色。常规石蜡法切片，切片厚度5～12 μm。中性树胶封片。Olympus BX51型光学显微镜下观察并照相。

2 观察结果

2.1 大钟花属

大钟花 *M*. *stylphorus* 为两性花；花5数，花冠钟状，冠筒短，裂片长；腺体位于子房基部。从花基部的连续横切片可观察到，首先从中柱中分出10个花萼迹（图版Ⅰ∶1），其中5个相间的花萼迹各自分化形成3条花萼维管束，而另外5个花萼迹则向内分化出1花冠迹，向外分化形成1条花萼维管束（图版Ⅰ∶2～5），这样花萼筒中共有20条花萼维管束。由此可知，大钟花属的花萼维管束与花冠维管束为共同起源。

来源于花萼迹的5个花冠迹，又各自分化形成3条花冠维管束（图版Ⅰ∶3～7），这样花冠筒中共有15条花冠维管束（图版Ⅰ∶8）。

雄蕊迹5个，最后从维管柱中分出，分别形成5条雄蕊维管束（图版Ⅰ∶5～7）。在花冠筒与子房柄分离时，雄蕊维管束进入与花冠筒合生的花丝中。

子房为 2 心皮，1 室。每心皮具 3 条维管束，即 1 条背维管束和 2 条腹维管束。在子房柄中背维管束稍比腹维管束早分出，而腹维管束在很短的距离内就分开成为 2 条腹维管束。这样，在背腹维管束到达子房之前就已分开（图版Ⅰ：8～9）。

腺体位于子房柄的基部，为环状（图版Ⅰ：8）。由分泌表皮和产蜜组织构成，无维管束。分泌表皮细胞柱状，排列整齐，细胞核相对较大，细胞质浓，细胞具角质层；产蜜组织由 5～7 层细胞组成，细胞形状不规则，细胞核大，细胞质浓（图版Ⅱ：10）。由于大钟花的花蜜腺有分泌组织和产蜜组织的分化，但不具维管束，因此属于不具维管束的结构蜜腺（Fahn，1952）。

2.2 黄秦艽属

黄秦艽 *V. baillonii* 花单性，雌雄异株。花 4 数，花冠辐状，分裂近基部；在每个花冠裂片近轴面的中部着生有 2 枚椭圆形略凸起的腺斑，其颜色为黄绿色，与花冠颜色差别不大。雄花雌蕊不发达，胚珠仅发育至大孢子四分体便败育（图版Ⅲ：30）；雌花雄蕊败育，仅残存退化的痕迹（图版Ⅲ：29）。观察发现黄秦艽雄花和雌花的解剖结构存在区别，下面分别描述。

2.2.1 雄花

从花基部的连续横切片可观察到，花萼维管束来源于 4 个花萼迹，仅最先从花柄中柱中分出的花萼迹分化形成 2 条花萼维管束，剩余的 3 个花萼迹各自分化形成 1 条花萼维管束。因此，花萼筒中共有 5 条花萼维管束（图版Ⅱ：11～15）。

在花萼迹从维管柱中分出后，花冠迹便出现，共有 4 个花冠迹，每个花冠迹分化形成 1 条花冠维管束（图版Ⅱ：12～17），之后，每条花冠维管束又一分为三，形成 3 条维管束，这样花冠筒中共有 12 条花冠维管束（图版Ⅱ：18）。

雄蕊迹 5 个，最后从维管柱中分出，分别形成 5 条雄蕊维管束（图版Ⅱ：15～18）。在花冠筒与子房柄分离时，雄蕊维管束进入与花冠筒合生的花丝中。

子房为 2 心皮，1 室。每心皮具 3 条维管束，即 1 条背维管束和 2 条腹维管束。在子房柄中背维管束稍比腹维管束早分出，而腹维管束在很短的距离内就分开成为 2 条腹维管束（图版Ⅱ：17）。这样，在背腹维管束到达子房之前就已分开（图版Ⅱ：18）。

花萼筒基部的内表面具由数列多细胞构成的附属物，排列无规则，不具维管束（图版Ⅱ：18，图版Ⅲ：27）。

腺体凸起在花冠表面之上，由分泌表皮和产蜜组织构成，无维管束，因此属于不具维管束的结构蜜腺（Fahn，1952）。分泌表皮细胞长方形，排列整齐紧密，细胞核相对较大，细胞质浓；产蜜组织由 5～7 层细胞组成，细胞形状不规则，细胞核大，细胞质浓（图版Ⅲ：26）。

2.2.2 雌花

从花基部的连续横切片可观察到，花萼维管束中 4 条中束分别来自 4 个花萼迹，而 4 条边束则来自于 4 条花冠迹，这样花萼筒中共有 8 条花萼维管束（图版Ⅲ：19～24）。因此，花萼维管束与花冠维管束为共同起源。

当 4 个花冠迹形成后，每个花冠迹分化形成 3 条花冠维管束（图版Ⅲ：20～24），随后，来自同一花冠迹的两边束又一分为二，此时花冠筒已与子房柄分开（图版Ⅲ：25），

这样花冠筒中共有 20 条花冠维管束（图版Ⅲ：28）。

雄蕊迹 5 个，当花冠筒已与子房柄分开时才从维管柱中分出，分别形成 4 条雄蕊维管束（图版Ⅲ：25，28），随着花冠筒向花冠裂片的转化，雄蕊维管束进入着生在花冠裂片弯缺处的花丝中。

子房为 2 心皮，1 室。每心皮具 3 条维管束，即 1 条背维管束和 2 条腹维管束。在子房柄中背维管束稍比腹维管束早分出，而腹维管束在很短的距离内就分开成为 2 条腹维管束（图版Ⅲ：28，29）。这样，在背腹维管束到达子房之前就已分开。

花萼筒基部的内表面具由数列多细胞线状的附属物，排列无规则，不具维管束以及腺体结构均与雄花一致，不再赘述。

3 讨论

3.1 大钟花属和黄秦艽属花部维管束类型

Puri（1951）提出了被子植物花部维管束有 3 种类型：基本型，融合型和减化型。基本型定义为每个花萼、花瓣和雄蕊的维管束均来源于单个维管束迹，但在花萼和花瓣中，维管束迹均分为 3 束，而在雄蕊中不分离，直接形成雄蕊维管束；每 1 心皮首先出现 1 条背维管束，随即 2 条腹维管束也出现；被子植物的花在这种基本类型的基础上，花部维管束发生融合、分离等各种分化。融合型则是花萼与花瓣维管束或花瓣与雄蕊维管束共同来源于同一个维管束迹而不是来源于单个维管束迹。从以上分析可以看出大钟花属部分花萼维管束与花瓣维管束来源于同一个维管束迹，因此，属于融合型。黄秦艽属雌花的花萼维管束与花瓣维管束来源于同一个维管束迹，花部维管束为融合型；而雄花的花萼维管束来源于花萼迹，花瓣维管束来源于花瓣迹，分别起源，因此，花部维管束为基本型。

3.2 大钟花属、黄秦艽属的系统位置

形态学上根据腺体着生位置，龙胆族存在两条演化路线：一条是腺体着生在子房基部的龙胆支，包括龙胆属（*Gentiana*）、蔓龙胆属（*Crawfurdia*）、双蝴蝶属（*Tripterospermum*）、大钟花属等；另一条是腺体着生在花冠裂片上的假龙胆演化支，包括假龙胆属（*Gentianella*）、喉毛花属（*Comastom*）、扁蕾属（*Gentianopsis*）、肋助花属（*Lomatogonium*）、黄秦艽属和獐牙菜属（*Swertia*）等（Ho & Liu，1990；Gillett，1957）。在外部形态学上，大钟花属介于龙胆演化支和假龙胆演化支之间，该属具有腺体着生在子房基部而与龙胆演化支类群相似，但同时它花冠钟型，冠筒短，裂片间不存在控制花冠开张和缩合的褶又与假龙胆演化支的类群相似；分子系统学研究表明大钟花属处于假龙胆演化路线上（Yuan 等，1995；Chassot 等，2001）。从花部解剖学特征可以看出，大钟花属花被维管束为融合型，根据已有的龙胆族花部解剖学资料来看，龙胆演化支中的龙胆属、蔓龙胆属和双蝴蝶属三属的花部维管束均为基本型（陈世龙等，1999），而假龙胆演化支中的扁蕾属（Gopal 等，1962）以及本文研究的黄秦艽属花部维管束为融合型；因此，花部解剖学结果支持大钟花属为独立的属且处于假龙胆演化支上。

黄秦艽属以花冠辐状，分裂近基部，腺体着生在花冠裂片近轴面等形态性状而与肋助花属和獐牙菜属构成辐状花类群，但该属具花单性，雌雄异株等特化性状，因此，被认为是较獐牙菜属进化的类群（刘尚武等，1992；Allen，1933）。黄秦艽属花部维管束雄花为

基本型，雌花为融合型，而獐牙菜属花部维管束均为基本型（薛春迎等，2002），因此，花部解剖学支持黄秦艽属的属级地位。许多学者认为维管束的并合或减化是较进化的特征（梁汉兴，1986；Davis，1966；Eames，1961；Puri，1951；Lindsey，1940），因此，花部解剖学研究结果支持黄秦艽属较獐牙菜属进化的观点。分子系统学研究表明黄秦艽属与獐牙菜－花锚支（包括獐牙菜属的四数獐牙菜和獐牙菜以及花锚属）构成姊妹群（Chassot 等，2001）；胚胎学结果表明黄秦艽属（待发表）与四数獐牙菜和花锚均具有子房横切面为 4 列胚珠的减缩侧膜胎座以及具承株盘等共有衍征（Xue 等，1999a，1999b），因此，胚胎学研究也显示黄秦艽属与四数獐牙菜和花锚属关系较近。但从花部解剖学结果无法验证它们的关系。

3.3　黄秦艽属的雌雄异株

黄秦艽属花单性，雌雄异株，但单性花中存在两性花的结构，即雄花中存在败育的雌蕊，雌花中也存在退化的雄蕊，因此，黄秦艽属的单性花是功能上的单性，其起源上是由两性花演化而来。黄秦艽属雌花的花萼维管束与花冠维管束来源于同一个维管束迹，维管束类型为融合型；而雄花的花萼、花冠维管束分别来源于独立的花萼、花冠迹，维管束类型为基本型，因此，黄秦艽属雌花和雄花的花部维管束类型不同，由此可以推测该属的雌株与雄株在较早的时期就已分化。

〔参　考　文　献〕

Allen CB，1933．A monograph of the American species of the genus *Halenia*［J］．*Ann Missouri Bot Gard*，**20**：119—222

Chassot P，Nemomissa S，Yuan YM，2001．High paraphyly of *Swertia* L．（Gentianaceae）in the Gentianella-lineage as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation［J］．*Plant Syst Evol*，**229**：1—21

Chen SL（陈世龙），He TN（何廷农），Liu JQ（刘建全），1999．Studies on floral anatomy of *Crawfurdia* Wall and its related taxa（Gentianaceae）［J］．*Acta Biolo Plate Sin*（高原生物学集刊），**14**：35—46

Davis GL，1966．Systematic Embryology of the Angiosperms［M］．New York：John Wiley & Sons Inc

Eames AJ，1961．Morphology of the angiosperms［M］．New York：McGrAw-Hill Book Company Inc

Fahn A，1952．On the structure of floral nectarines［J］．*Bot Gaz*，**113**：464—470

Fahn A，1953．The topography of the nectary in the flowers and its phylogenetic trends［J］．*Phytomorph*，**3**：424—426

Franch A，1899．Les Swertia et Gentianees de la Chine［J］．*Bull Soc Bot France*，**46**：311—323

Gillett JM，1957．A revision of the north American species of Gentianella Moench［J］．*Ann Mo Bot Gard*，**44**（3）：195—269

Gopal KG，Puri V，1962．Morphology of the flower of some Gentianaceae with special reference to placentation［J］．*Bot Gaz*，**124**：42—57

Ho TN，Liu SW，1990．The infrageneric classification of *Gentiana*（Gentianaceae）［J］．*Bull Br Mus Bot*，**20**：169—192

Ho TN，Pringle JS，1995．Gentianaceae．In：Flora of China［M］．*Missouri Bot Gard*，St Louis，**16**：1—139

Liang HX（梁汉兴），1986．Floral anatomy *Tetradoxa omeiensis*［J］．*Acta Bot Yuannan*（云南植物研究），**8**（4）：436—440

Liu SW（刘尚武），He TN（何廷农），1992．Systematic study on *Lomatogonium* A Br（Gentianaceae）［J］．*Acta Phytotax Sin*（植物分类学报），**30**（4）：289—319

Lindsey AA，1938．Anatomical evidence for the Menyanthaceae［J］．*Amer J Bot*，**25**：480—485

Lindsey AA，1940．Floral anatomy in the Gentianaceae［J］．*Amer J Bot*，**27**：640—651

Puri V，1951．The role of flora anatomy in the solution of morphological problems［J］．*Bot Rev*，**13**：471—557

Smith H，1965．Notes on Gentianaceae［J］．*Not Bot Gard Edinb*，**26**（2）：253

Toyokuni H，1965．Systema gentianinarum novissimum［J］．*Symb Asnhikaw*，**1**：147—158

Woodson RE，1936．Observations on the floral fibres of certain Gentianaceae［J］．*Annals Botany*，**50**：759—766

Yuan YM，Kupfer P，1995. Molecular phylogenetics of the subtribe *Gentianinea*（Gentianaceae）inferred from the sequences of internal transcribed spacers（ITS）of nuclear ribosomal DNA ［J］. *Pl Syst Evol*，**196**：207—226

Xue CY（薛春迎），Ho TN（何廷农），Liu JQ（刘建全），1999a. Embryology of a Tibetan Medicine *Halenia elliptica* ［J］. *Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**21**（2）：212—217

Xue CY（薛春迎），Ho TN（何廷农），Liu JQ（刘建全），1999b. Embryology of *Swertia tetraptera* Maxim.（Gentianaceae）and its systematic implication ［J］. *Acta Phytotax Sin*（植物分类学报），**37**（3）：259—263

Xue CY（薛春迎），Ho TN（何廷农），Liu JQ（刘建全），2002. Studies on floral vascular anatomy of *Swertia* L.（Gentianaceae）［J］. *Acta Biol Plate Sin*（高原生物学集刊），**15**：89—97

图版说明

K，花萼迹；C，花瓣迹；A，雄蕊迹；S，花萼维管束；P，花冠维管束；G，雄蕊维管束；D，心皮背维管束；V，心皮腹维管束；N，腺体

图版Ⅰ 大钟花的花部解剖：1～9 花基部连续横切面 1. 花萼迹分出。箭头所示为花萼，花冠共同的维管束迹。2～4. 1 花萼迹分为 3 束而相邻的花萼迹分化为 1 花萼迹和 1 花冠迹。5. 雄蕊迹分出。6～7. 1 花冠迹分化为 3 花冠维管束。8 心皮背腹束分出。9 每 1 心皮具 1 背束和 2 腹束。（均为 ×18）

图版Ⅱ 大钟花及黄秦艽的花部解剖：10. 大钟花的腺体。11～18 黄秦艽雄花花基部连续横切面 11～12. 花萼迹分出。12～13. 花冠迹分出。13. 1 花萼迹分化为 2 束，其他的分化为 1 束。14～17. 每 1 花冠迹分化形成为 1 束花冠维管束。15. 雄蕊迹分出。17. 心皮背束分出。18. 花冠维管束又分离及心皮背腹束。（1×44；8×60；9×90）

图版Ⅲ 黄秦艽的花部解剖：19～25，28～29 黄秦艽雌花花基部连续横切面 19. 花萼迹分出。20. 1花冠与花萼共同维管束迹分出（箭头所示）及另一花萼迹分出。21. 花萼维管束及花冠迹形成。22. 花冠迹各分为 3 束。23～24. 示花萼迹与花冠迹共同起源。25. 花冠维管束边束各分为 2 束，雄蕊迹分出。26. 示腺体。27. 示花萼附属物。28. 心皮背腹束分出。29. 雌花横切，示腺体及退化的雄蕊。30. 雄花纵切，示腺体及残存的雌蕊。（1～8×30；9×74）

Explanation of Plates

K，Sepal trace C，Petal trace A，Stamen trace S，Sepal bundle P，petal bundle G，Stamen bundle D，Dorsal carpel bundle V，Ventral carpel bundle N，Nectary Vb，Vascular bundle.

Plate Ⅰ Floral anatomy of *Megacodon stylophorus*：1–9. Successive consecutive of the base of the flower：.（All×44）1. The separating sepal trace. The arrowhead showing the conjoining trace of sepal and petal. 2–4. Showing the sepal trace dividing into three bundles and the conjoining trace dividing into a sepal and a petal trace. 5. The separating stamen trace. 6–7. Every petal trace dividing into three bundles. 8. The separating dorsal and ventral bundles. 9. Showing dorsal and ventral bundles.

Plate Ⅱ Floral anatomy of *M. stylophorus* and *Veratrilla baillonii*：10. The nectary of M. stylophorus. 11–18. Consecutive transections of the base of the female flower of V. baillonii：11–12. The separating sepal trace. 12–13. The separating patal trace 13. One sepal trace dividing into 2 sepal bundles and the other setal trace forming one sepal bundle. 14–17. Showing every petal trace forming one petal bundle. 15. The separating stamen trace. 17. The separating dorsal and ventral bundles. 18. Every petal bundle dividing into three bundles.（1–7×44；8×60；9×90）

Plate Ⅲ Floral anatomy of *V. baillonii*：19–25，28–29. Consecutive transections of the base of the male flower of *V. baillonii* 19. The separating sepal trace. 20. The separating of conjoining trace of sepal and petal（the arrowhead showing）and other one sepal trace. 21. The conjoining trace dividing into one sepal trace and one petal trace. 22. Every pepal trace dividing into three pepal bundles. 23–24. Showing other conjoining trace of sepal and petal. 25. Every petal marginal bundles dividing into two and stamen trace. 26. Showing nectary. 27. Showing sequamellae at the base of calyx tube. 28. Showing dorsal and ventral bundles. 29. The transection of female flower，showing the degenerate androecium. 30. The transection of male flower showing the degenerate gynoecium.（1–8×30；9×74）